

CESARE F. SACCHI (*) & MARISA RASTELLI (**)

LITTORINA MARIAE, NOV. SP.:

LES DIFFERENCES MORPHOLOGIQUES ET ECOLOGIQUES ENTRE
"NAINS" ET "NORMAUX" CHEZ L'« ESPECE » *L. OBTUSATA* (L.)
(*GASTR. PROSOBR.*) ET LEUR SIGNIFICATION ADAPTATIVE
ET EVOLUTIVE (***)

SOMMAIRE: 1. Le problème. - 2. Recherches personnelles. - 3. Différences anatomiques. - 4. Autres caractères distinctifs. - 5. Résistance à la dessiccation. - 6. Clines de taille. - 7. Conclusions: diagnose de *L. mariae*. - Résumés. - Discussion. - Bibliographie.

1. - Le problème.

L'« espèce » *Littorina obtusata* (L.) — que, suivant COLMAN (1932) nous considérons comme synonyme de *L. littoralis* (L.) — se compose en réalité de deux différents groupes d'animaux, qui paraissent vivre l'un à côté de l'autre sur toute l'étendue de l'aire géographique de l'« espèce » et qui se distinguent d'abord d'une manière évidente par la taille. Plusieurs autres caractères écophysiologiques, morphologiques et biologiques complètent cette distinction.

L'existence de coquilles de *L. obtusata* bien plus petites que la forme « typique » n'échappa pas à DAUTZENBERG & FISCHER (1915). Ces deux Auteurs ne considérèrent pourtant ce phénomène

(*) *Université de Paris, Laboratoire d'Ecologie, 24 rue Lhomond, PARIS - V (France).*

(**) *Stazione zoologica (Aquarium), Villa Comunale, NAPOLI (Italia).*

(***) Communication présentée au premier Colloque de la Société Malacologique Italienne (Verbania-Pallanza, Septembre 1966). Ce travail est dédié au jubilé de M. P. PASQUINI, Professeur de Zoologie à l'Université de Rome.

que comme une simple " variété ex-forma " parmi les nombreuses " variétés " qu'ils décrivaient, et proposèrent pour ces nains la dénomination de « *minima* nov. var. ». Cette forme fut décrite sur deux échantillons de Kérity, près de Paimpol (Côtes-du-Nord). Elle ne fut pas citée pour Roscoff, où elle est pourtant commune, par ces mêmes Auteurs (DAUTZENBERG & FISCHER, 1925).

COLMAN (1932), dans sa révision biométrique de *L. obtusata*, eut bien affaire à une population du Plymouth Sound (Devon, Angleterre sud-occidentale) qui est sûrement une population de " nains " : celle qu'il indiqua comme " Cattewater ". Il ne reconnut pourtant pas l'identité systématique de ces nains et, bien que la même station lui eût livré aussi de véritables " géants ", bien distincts de ces individus de petite taille, il ne pensa qu'à l'âge (survie exceptionnellement longue des " géants ") comme mécanisme possible de différenciation.

LEWIS (1964) ne parle, de son côté, des variations de taille de *L. obtusata*, ni dans les chapitres qu'il consacre à la zonation et à la succession des milieux de marée depuis les plus exposés aux vagues jusqu'au plus calmes, ni dans ceux qu'il consacre au comportement des littorines au laboratoire (résistance à la sécheresse, consommation d'oxygène, point léthal thermique).

La question de la taille adulte n'est pas traitée, pas plus que les différences anatomiques au sein de l'« espèce » *L. obtusata*, par FRETTER & GRAHAM (1962) dans leur monographie fondamentale sur les Prosobranches britanniques.

2. - Recherches personnelles.

Dès le début de ses études sur *L. obtusata*, l'un de nous avait remarqué (SACCHI, 1961-a, ; 1961-b) que les populations habitant des rochers fort battus par les vagues sont formées, en grande partie sinon en totalité, par des littorines naines, et que des " nains " apparaissent aussi en d'autres stations, mais avec des pourcentages bien plus faibles.

SACCHI avait alors supposé que ce nanisme était le résultat d'une adaptation de *L. obtusata* à un milieu peu favorable. Des adultes à taille réduite peuvent, en effet, s'abriter plus facilement

parmi la végétation des endroits battus, qui est bien plus clairsemée, moins régulièrement zonée et souvent représentée par des écomorphoses offrant un abri réduit: c'est notamment le cas de *Fucus vesiculosus* (L.), la Phéophycée que *L. obtusata* préfère, et qui, en milieu battu, présente la forme *evesiculosus erectus*, plus raide et peu touffue.

SACCHI suggérerait pourtant que l'on n'avait pas affaire à un mécanisme purement phénotypique de façonnement direct des individus par le milieu, car d'autres caractères différentiels accompagnent ce nanisme: p. ex. la distribution des principales classes de couleurs de la coquille de ces littorines au riche polychromatisme est différente. C'est surtout la basse fréquence de la classe *olivacea* qui distingue les "nains" des adultes "normaux" (SACCHI, 1966-a). Les *olivacea* sont toujours moins abondantes que les *reticulata* en milieu battu, alors qu'elles dominent en milieu abrité; mais chez les "nains" il n'y a bien souvent pas d'*olivacea*, alors que chez les "normaux" habitant les mêmes stations, mais cantonnés dans des niches plus abritées, cette classe est toujours bien représentée. Il y a aussi d'autres différences chromatiques entre "normaux" et "nains". P.ex. chez ces derniers la classe *reticulata* est constituée par des individus à teinte claire (jaunes, orangés, verdâtres) en pourcentages presque partout supérieurs à ceux qu'ils atteignent chez les « normaux »; il en est de même pour la couleur du corps, car ces *reticulata* moins foncés ont un épiderme peu pigmenté.

3. - Différences anatomiques.

Des études sur le rapport des sexes chez « *L. obtusata* » ont amené, en 1962, à découvrir une différence remarquable et constante dans la forme du pénis chez les "nains" et chez les adultes "normaux". Cette observation a été faite sur de nombreuses littorines de Bretagne, mais avant d'en publier les résultats (SACCHI, 1966-b) nous avons pu la contrôler en Galice, en Angleterre et de nouveau en Bretagne (fig. 1).

Sur environ 28000 mâles disséqués jusqu'à présent, nous n'avons en réalité observé qu'une dizaine de cas où le pénis d'un

adulte "normal" présente une « bonde terminale » (au sens de LINKE, 1933: il s'agit de la section terminale de l'organe copulateur qui entre seule dans la poche incubatrice des femelles) exceptionnellement allongée. Elle peut alors rappeler un peu la forme

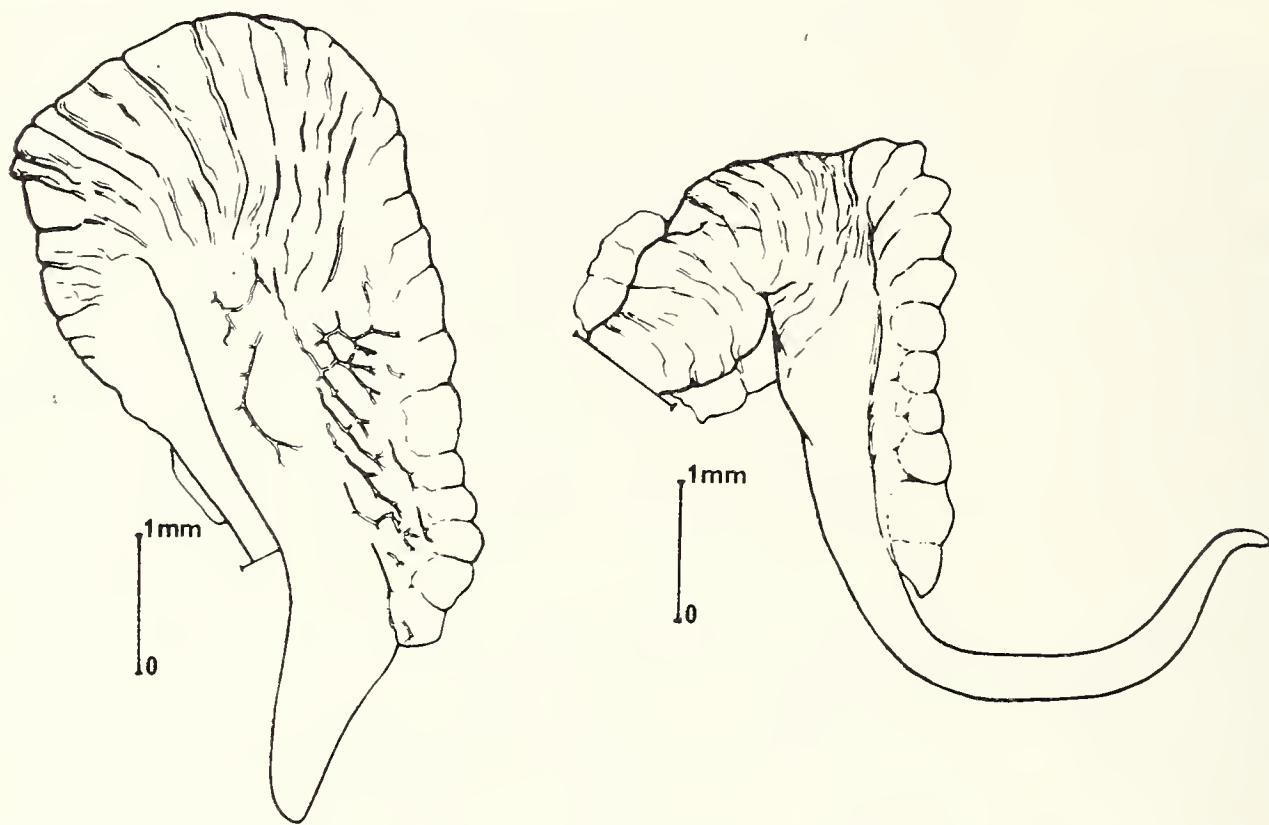


Fig. 1. — Esquisse schématique du pénis d'un mâle adulte "normal" de *Littorina obtusata* (L.) (à gauche) et d'un adulte "nain" (*L. mariae* sp. n.).

caractéristique du pénis des "nains"; mais la position de repos du pénis de ces "normaux" exceptionnels est différente de la position de repos que l'organe assume typiquement chez les nains (fig. 2, *E*).

Il est également rare que des "nains" présentent une bonde terminale qui, au lieu d'être filiforme, ne contenant pratiquement que la partie la plus distale de la gouttière séminale — qui remplace le déférent chez les littorines — s'amincit progressivement et irrégulièrement. Cette forme exceptionnelle n'est pourtant provoquée que par le plus grand développement des formations musculaires et conjonctives du pénis, tandis que la zone des glandes adhésives (*Klebdriüse* de LINKE) demeure limitée comme chez les "nains" les plus typiques (fig. 3, *B*).

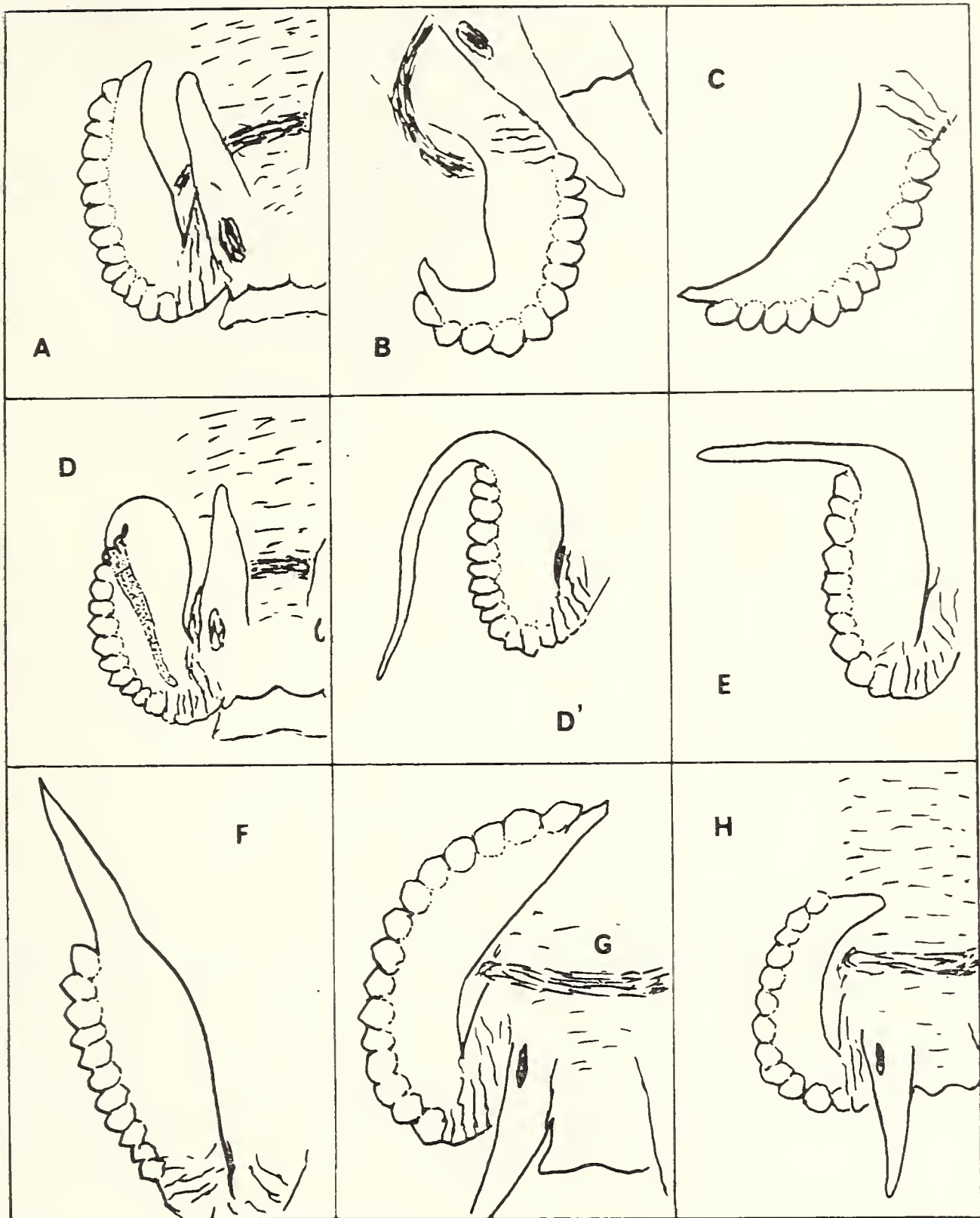


Fig. 2. — Position de l'organe copulateur en repos chez: A) *Littorina obtusata* (L.), mâle "normal", position typique. B) et C) d., positions plus rares (moins de 1% sur le total disséqué) correspondant à une situation de demi-érection du pénis. D) *L. obtusata* "nain" (= *L. mariae*). Le pointillé indique la position la plus fréquente de la "bonde distale", qui en repos se replie derrière la région moyenne (glandulaire) du pénis. D') id. La "bonde distale" est représentée comme partiellement déployée. E) *L. obtusata*, position du pénis chez de très rares individus "normaux" à bonde exceptionnellement allongée. F) *L. littorea*, pénis complètement développé (avril 1966); G) *L. rudis*. Aucune différence appréciable entre le pénis des groupes vivipares (*L. rudis* s.s.) et celui des *L. nigrolineata* Gray, qui sont ovipares. H) *L. neritoides* (L.).

A) à G): matériel du Finistère; H): matériel de la baie de Naples.

Ces bondes moins effilées confèrent à l'organe copulateur une forme qui rappelle un peu l'aspect du pénis complètement développé de *L. littorea* (fig. 2, *F*).

Quelques pénis "normaux", en phase juvénile, peuvent également présenter un aspect un peu semblable, mais celui-ci n'est

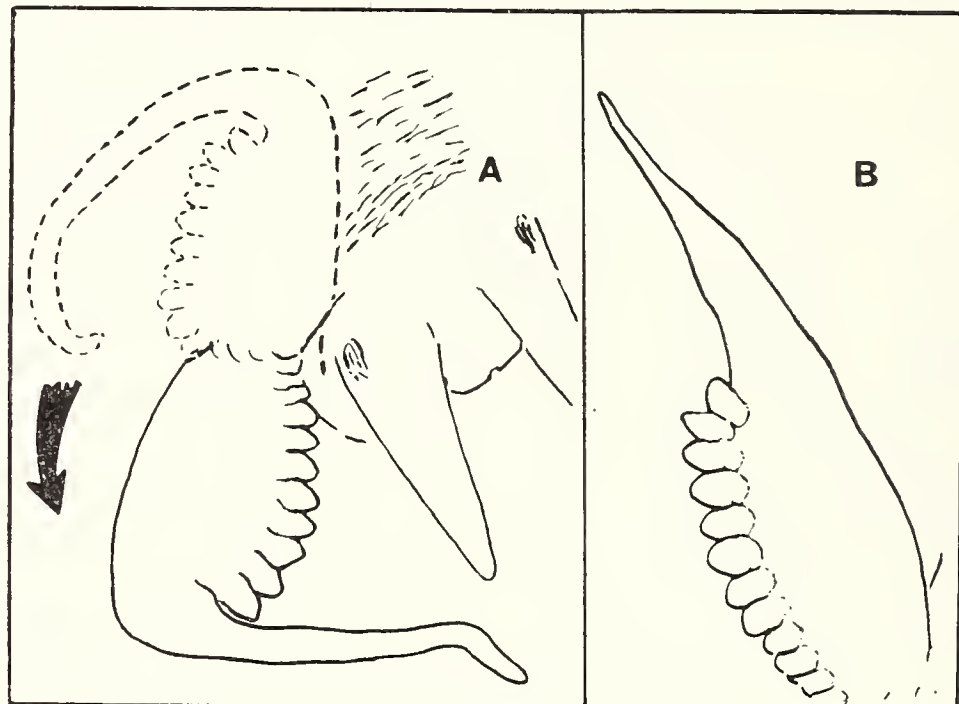


Fig. 3. — A) situation de pré-érection du pénis chez *L. mariae*. En pointillé, la position normale de repos, à bonde pourtant dégagée (cfr. fig. 2, *D'*). L'organe pivote sur sa section basale, musculaire-conjonctive, suivant le sens que la flèche indique (matériel de Roscoff). B) forme exceptionnelle du pénis de *L. mariae*, avec une bonde qui s'amincit progressivement et assez irrégulièrement au lieu de présenter l'aspect typique filiforme. Il en résulte une silhouette qui rappelle l'aspect du pénis complètement développé de *L. littorea* (fig. 2, *F*) (matériel de Concarneau).

dû qu'au développement encore très incomplet des glandes adhésives, qui amincit proportionnellement la région moyenne de l'organe (pl. hors texte, 3 et 4).

La distinction anatomique entre les mâles "nains" et les mâles "normaux" est très nette, même dans les peuplements mixtes, habitant des stations qui constituent des mosaïques écologiques de niches abritées et de niches battues. Lorsque une confusion serait possible, pour la taille de la coquille, entre des "nains" particulièrement gros et des "normaux" très petits, l'examen anatomo-

mique des mâles permet de trancher la question (fig. 4). Ces cas douteux sont pourtant assez rares pour que les polygones de fréquence construits pour les paramètres de la coquille dans des populations mixtes présentent toujours une allure nettement bimodale (figs. 4 et 6).

LINKE (1933; 1934) ne paraît pas avoir saisi l'importance de cette distinction anatomique. Il doit pourtant s'être aperçu des différences du pénis, car, si sa planche n. 1 (LINKE, 1933) représente évidemment un adulte "normal", il donne ailleurs (pl. n. 2) l'image d'un pénis de *L. obtusata* qui ressemble à un pénis de "nain" (1).

4. - Autres caractères distinctifs.

Un caractère statistique qui confirme la séparation entre "nains" et "normaux" est la valeur du rapport des sexes (*sex-ratio*) chez les adultes. Celle-ci est presque partout un peu inférieure à 50% chez les normaux, où l'on enregistre donc un excès de femelles. Ce résultat, qui s'appuie sur la dissection de 35000 "normaux", confirme ce que PELSENEER (1926) avait signalé sur quelques centaines d'individus des environs de Wimereux (Nord).

Chez les "nains", au contraire, on trouve en général un excès de mâles; ou du moins un *sex-ratio* nettement plus élevé que chez les "normaux" des mêmes localités.

Parfois, des caractères subsidiaires peuvent contribuer à une distinction uniquement basée sur la coquille; celle-ci peut être chez les "nains" relativement plus épaissie; plus globuleuse; ou, au contraire, comme en Galice, plus élancée (voir les valeurs des rapports entre les paramètres adoptés pour la coquille en Galice: SACCHI, 1964-a).

(1) LINKE (1933) enregistre pour *L. obtusata* (et, sans doute, pour les "normaux") un maximum de 59 glandes adhésives, et une moyenne de 26. Il accuse PELSENEER (1920) d'avoir donné à ce sujet de faux chiffres mais, en réalité, l'Auteur belge ne parlait pas du nombre de glandes, mais seulement du nombre d'émergences glandulaires mammilliformes qui font saillie du bord externe du pénis. Et puisque seule la rangée supérieure fait saillie dans le pénis non érigé (tandis que pendant l'érection toutes les glandes se portent sur une même ligne) les données de PELSENEER ne contredisent pas les affirmations de l'Auteur allemand, car celui-ci écrivait à son tour que chaque rangée de glandes est constituée par un maximum de treize éléments.

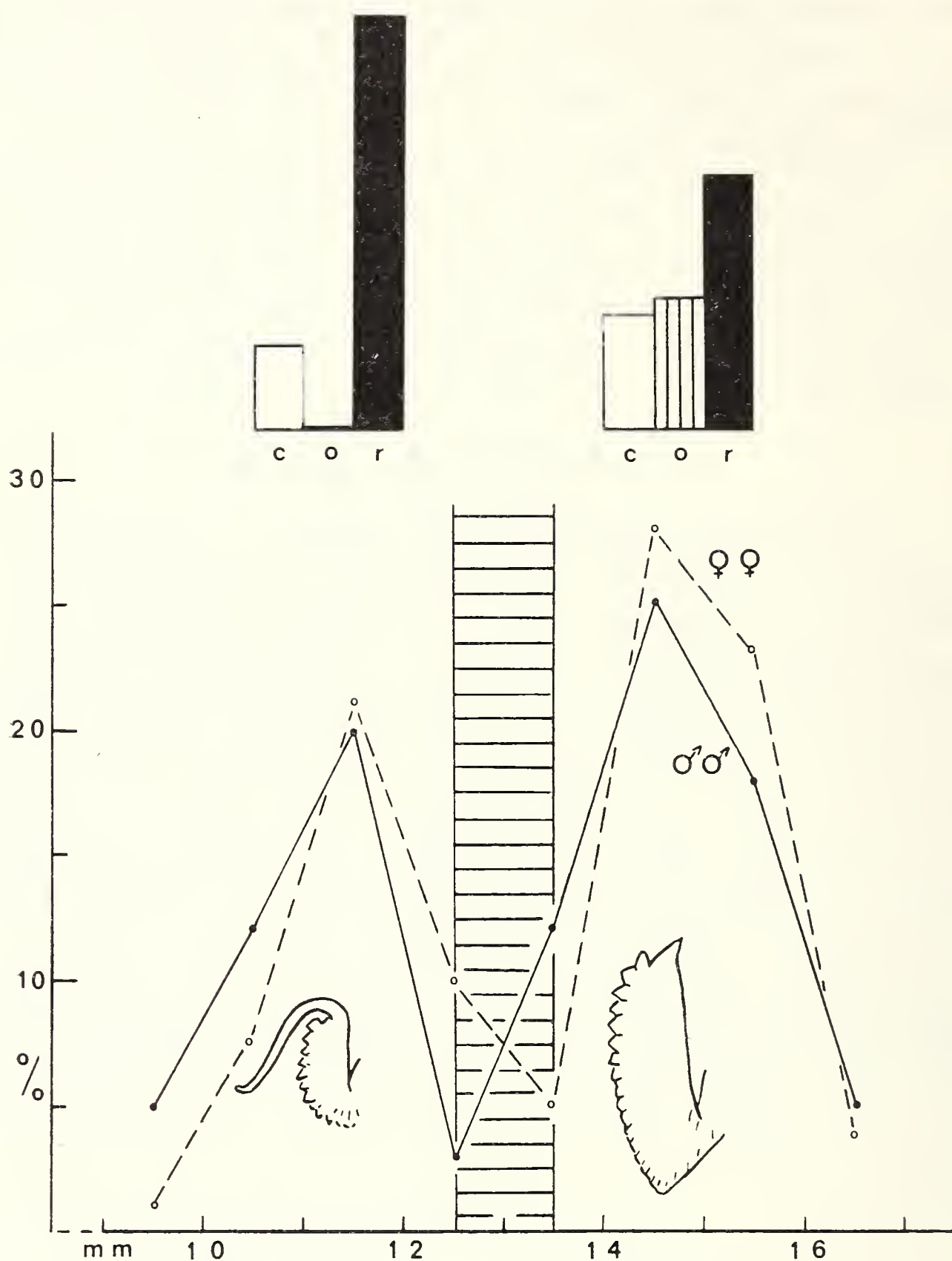


Fig. 4. — Distinction entre "normaux" et "nains" dans un peuplement mixte de l'« espèce » *L. obtusata*. Matériel du Rocher Danic à Roscoff (station 26 de SACCHI, 1961-a) en août 1966. En abscisses, valeurs en millimètres du paramètre « a » de la coquille, correspondant au grand diamètre: classes d'un millimètre d'ampleur. En ordonnées, fréquences en %; au dessus des polygones, fréquences en % des principales classes chromatiques (*c* = *citrina*; *o* = *olivacea*; *r* = *reticulata*). La zone ha-

Quant à l'âge différentiel des "nains" et des "normaux", il semble bien que la vie des nains soit plus brève.

Le pénis présente rarement plus d'une rangée de glandes adhésives chez les "nains"; chez les "normaux", comme LINKE (1933) l'avait signalé, le nombre de ces glandes augmente avec l'âge, la première rangée étant progressivement suivie par une deuxième, puis par une troisième, qui, dans l'organe en repos, occupent des niveaux de plus en plus bas.

Cela n'autorise pas une transposition directe des remarques valables pour les "normaux" aux "nains", pas plus que le nombre d'individus à coquille couverte par des algues (plus faible chez les "nains") que PELSENEER (1926) pensait utilisable pour déterminer la durée de la vie des littorines.

En effet, puisque les "nains" vivent surtout dans des endroits à plus forte turbulence, beaucoup d'algues microphytiques, encroûtantes ou perforantes, ont plus de difficultés à coloniser la surface du test des animaux vivants. Dans les endroits mieux abrités, au contraire, ces algues abondent, de même que des épibiontes animaux (SACCHI, 1964-a; 1966-a) malgré la surface très lisse de la coquille des *L. obtusata*.

Il est pourtant probable que la vie moyenne des "nains" soit plus brève que celle des "normaux", car même en fin d'été plusieurs stations sont peuplées de "nains" anatomiquement adultes, mais dont la coquille garde des caractères juvéniles, en nombre relativement plus élevé que les normaux; au printemps, ces mêmes stations présentent moins de "nains" adultes et un grand nombre de jeunes ou très jeunes. Il est donc vraisemblable que beaucoup de "nains" ne vivent qu'un an ou à peu près.

churée correspond à des valeurs du grand diamètre qui peuvent se présenter tant chez les "normaux" que chez les "nains" (*L. mariae*). L'examen anatomique des mâles tranche pourtant la question. On remarquera que les femelles sont, en moyenne, un peu plus grandes que les mâles, tant chez les "normaux" que chez les "nains"; aucune diagnose extérieure du sexe n'est donc possible au niveau d'individus isolés.

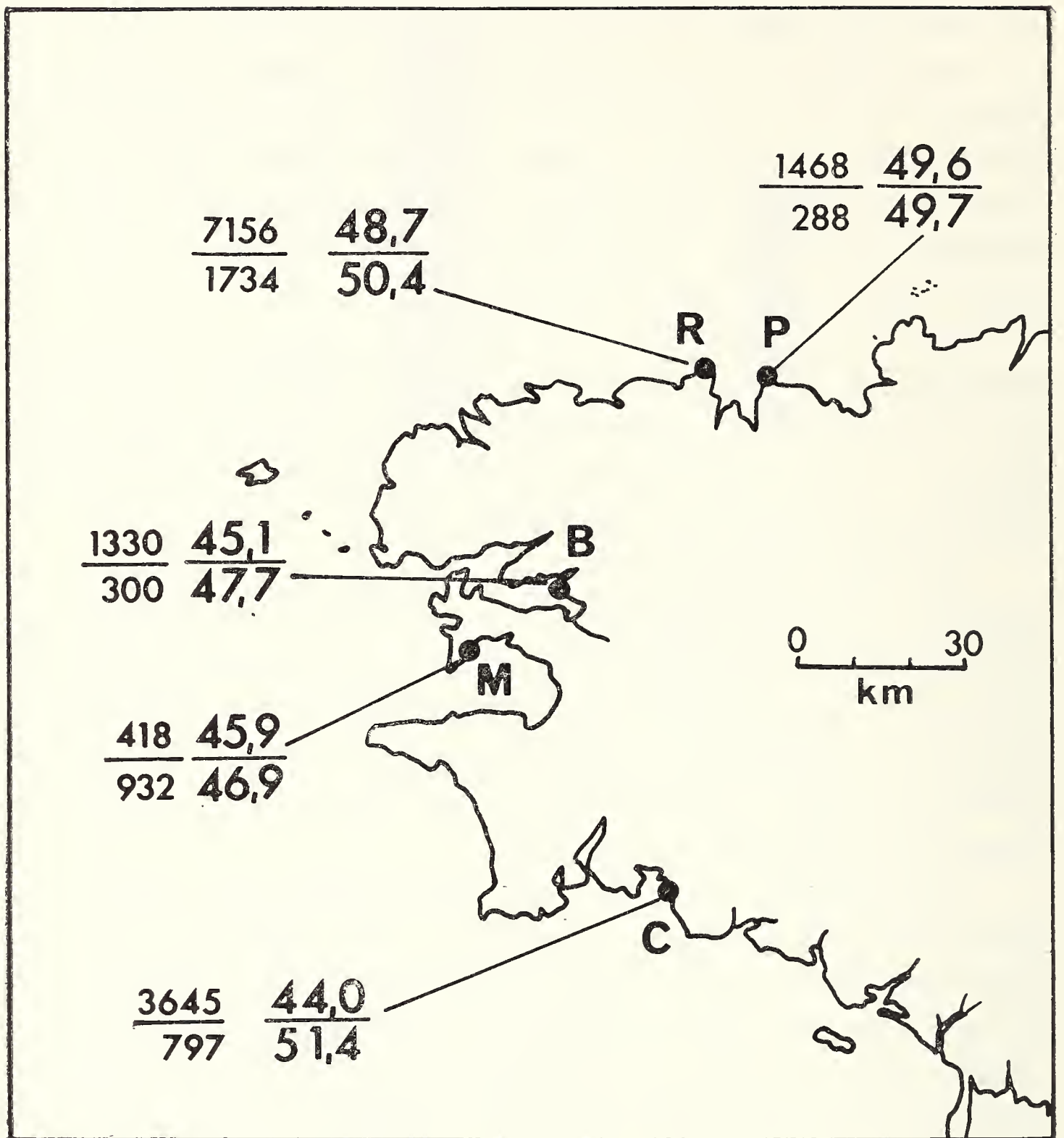


Fig. 5. — *Sex-ratio* (pourcentage des mâles) chez les adultes de *Littorina obtusata* (= 'normaux') et de *L. mariae*, nov. spec. (= 'nains') sur quelques grèves du Finistère en août 1966. Les chiffres entre parenthèses donnent le nombre total d'adultes disséqués pour chaque station. Les valeurs soulignées se rapportent à *L. obtusata*, les autres à *L. mariae*.

P = Primel-Trégastel.

B = Pointe de Bindic, ou du Binde.

R = zone de Roscoff.

M = Morgate.

C = zone de Concarneau.

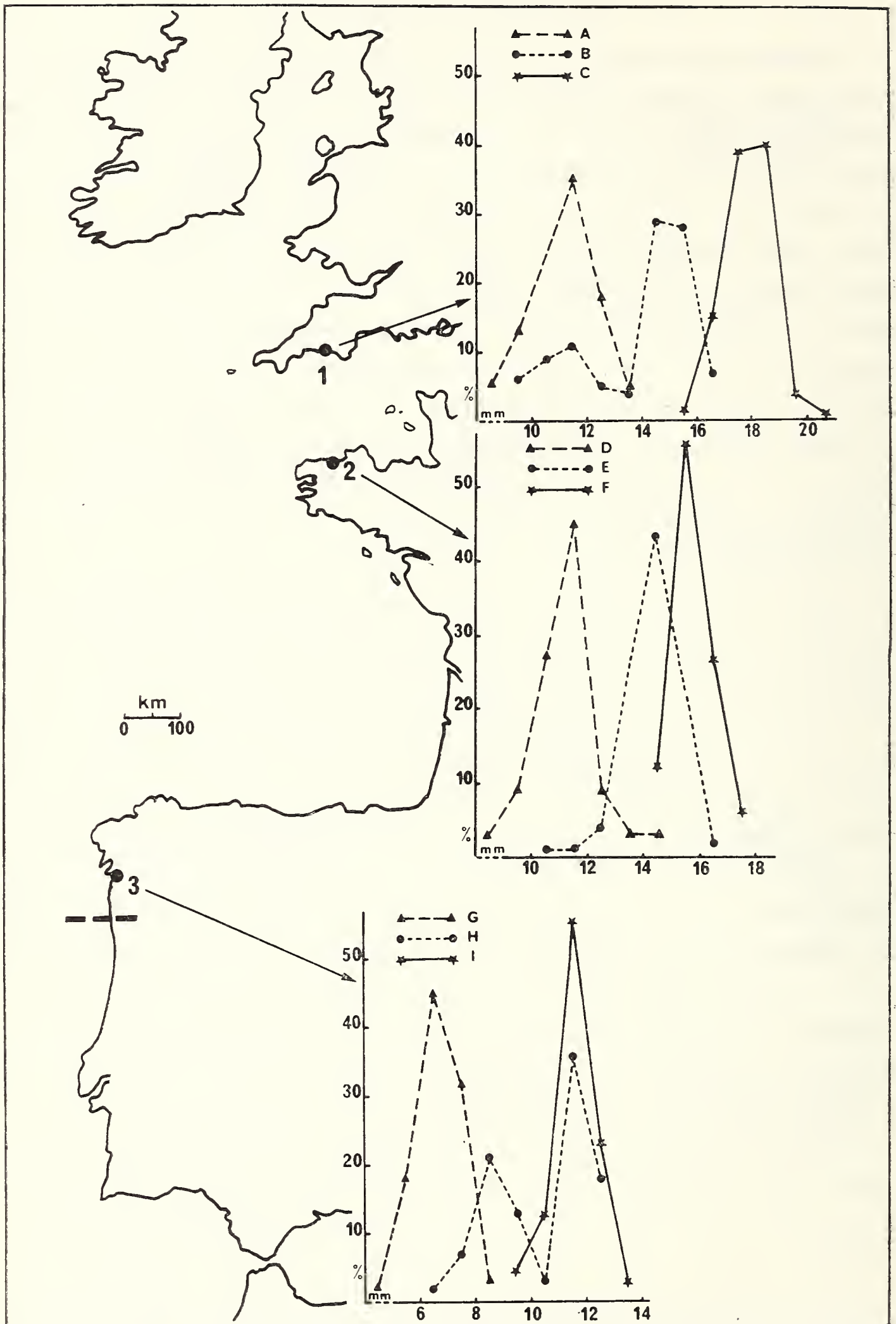
5. - Résistance à la dessiccation.

Puisque en général les "nains" ont un habitat plus rhéophile, et que leurs niches écologiques sont par conséquent plus constamment soumises à l'action des embruns, nous avons testé leur capacité de survie en émergence, qui est le principal problème des milieux de marée. Cette résistance a été comparée à la résistance des "normaux" provenant des mêmes stations, selon les techniques que nous avons décrites ailleurs (SACCHI, 1963; 1966-a; 1966-c). Plusieurs expériences ont été réalisées à Plymouth et à Roscoff. Les résultats ont toujours montré une bien plus forte tolérance chez les "normaux" que chez les "nains". Un groupe de douze expériences, intéressant au total plus de 500 "nains" et autant de "normaux", a été réalisé à la Station biologique de Roscoff en août 1966 (température ambiante: $22 \pm 2^{\circ}\text{C}$; humidité relative: $70 \pm 10\%$).

Cette série a montré que trois jours (72 heures) d'émergence en milieu sec sont parfaitement tolérés par les "normaux", chez lesquels la mortalité n'atteint que rarement le niveau de 5%. Chez les "nains" on enregistre au contraire de 10 à 30% de mortalité, suivant les différentes provenances du matériel employé et les conditions atmosphériques au moment de la récolte. Ainsi que nous l'avons déjà montré pour les "normaux" (SACCHI, 1963), les animaux venant des stations les plus méridionales, ou les plus ensoleillées, ou tout simplement, pour une même station, récoltés par temps plus sec, tolèrent mieux les conditions expérimentales: cela se vérifie même pour les "nains". Sans doute "normaux" et "nains" tolèrent-ils mieux la sécheresse lorsque le choc qu'ils ressentent en passant du milieu originaire au milieu de laboratoire est moins violent et moins radical.

De plus longues périodes d'émergence, jusqu'à 96 heures, sont encore bien tolérées par les "normaux", dont la mortalité atteint un maximum de 30%; elles sont au contraire fatales pour beaucoup de "nains" chez lesquels la mortalité peut atteindre 70-80%.

La rhéophilie naturelle des "nains" est donc confirmée par leur comportement au laboratoire.



Pour d'autres comportements testés les "nains" ne diffèrent pas sensiblement des "normaux". C'est notamment le cas de la tolérance à la lumière directe; comme chez les "normaux" (SACCHI, 1963; 1966-a; 1966-c) les individus *citrina* (à coquille jaune et corps blanchâtre) bougent en pleine lumière plus que les *reticulata* à test foncé et corps noir ou ardoise. Les *reticulata* orangés (à coquille claire et corps peu pigmenté) se comportent à peu près comme les *citrina*, ce qui confirme l'intérêt prépondérant, dans ces phénomènes, de la teinte du tégument ⁽¹⁾.

6. - Clines de taille.

La fig. 6 montre qu'un gradient se dessine, pour l'ensemble de l'« espèce » *L. obtusata*, de la Manche jusqu'aux limites méridionales de sa distribution européenne. La taille se réduit, suivant une règle écologique générale pour les organismes tidaux (voir FISCHER-PIETTE, 1963).

⁽¹⁾ Chez les "nains", comme chez les "normaux", aucune différence sensible entre mâles et femelles n'est évidente pour la tolérance à la dessiccation. Quant à l'âge, si les individus très jeunes supportent mal les conditions expérimentales, confirmant ainsi les données de la littérature, il est toutefois possible de remarquer que des littorines à développement subcomplet, mais ayant encore des caractères juvéniles de la coquille, montrent en général une tolérance égale, voire même supérieure, aux adultes complets.

Fig. 6. — Gradient latitudinal de taille chez *L. obtusata* et *L. mariaae*. 1 = Plymouth; 2 = Roscoff; 3 = Vigo. La ligne à gros traits indique la limite méridionale actuelle du couple d'espèces, bien que celui-ci manque également des parties les plus méridionales du golfe de Gascogne (FISCHER-PIETTE, 1963). La distance relative entre la taille des "normaux" et des "nains" adultes demeure à peu près constante (le paramètre dont les abscisses décrivent les variations est encore, comme en fig. 4, le grand diamètre de la coquille) et les populations des stations mixtes ont des polygones bimodaux, malgré la réduction moyenne de la taille des "normaux" et des "nains" suivant des gradients locaux d'exposition aux vagues. A, D, G = stations très battues; C, F, I = stations très abritées; B, E, H = stations aux caractères intermédiaires.

Figure construite d'après les données de SACCHI (1966-a).

L'intervalle de taille qui sépare les "normaux" des "nains" demeure toutefois constant, ce qui suggère quelques considérations :

a) partout, l'« espèce » *L. obtusata* est en réalité constituée par deux groupes d'individus, entre lesquels les différences de la taille, de la variabilité chromatique, du comportement écologique, de l'anatomie de l'appareil copulateur, du rapport des sexes, restent à peu près les mêmes. Cela peut être interprété comme un exemple de différenciation vraiment écologique, à placer parmi les cas de plus en plus nombreux de microspéciation en milieu de marée (voir SACCHI, 1964-b).

C'est donc encore une objection au point de vue assez simpliste, selon lequel le milieu intertidal serait pratiquement unidimensionnel et les peuplements de ses espèces caractéristiques animales et végétales auraient par conséquent une structure essentiellement linéaire (BOLIN, 1949).

En réalité, toute étroite qu'elle puisse paraître le long des côtes rocheuses, la zone intertidale offre, en hauteur et en profondeur, assez de niches écologiques diverses pour qu'on puisse la considérer comme pluridimensionnelle au sens aussi bien topographique qu'écologique, et par conséquent évolutif.

b) si l'on remarque que les adultes "normaux" de la Ria de Vigo sont en réalité à peine plus gros que les "nains" de Plymouth et de Roscoff, on comprend parfaitement que, en mesurant un trop faible nombre de littorines de provenances diverses (comme les 933 individus de COLMAN, 1932) il est possible d'obtenir, pour l'ensemble de l'« espèce », une courbe des fréquences à sommet unique, mais très aplatie, comme la courbe de COLMAN. Les "normaux" de Vigo remplissent en effet l'intervalle existant entre les "normaux" et les "nains" le long de côtes de la Manche.

Si au contraire le nombre des colonies comparées est assez grand, la discontinuité qui sépare les deux groupes apparaît toujours nettement.

Il n'est donc pas sans intérêt de noter que, si les "nains" du Plymouth Sound — dont nous avons parlé au point 1) — sont mis à part, les plus petites littorines de COLMAN sont celles de

Westerly (Rhode Island), localit  qui se trouve, sur la c te de la Nouvelle Angleterre,   peu pr s   la latitude de Vigo. Il est fort probable que l'esp ce dessine, sur le littoral am ricain de l'Atlantique, un gradient de taille qui reproduit l'allure et les proportions du gradient europ en, et qui serait  galement d termin  surtout par des facteurs thermiques de l'air (SACCHI, 1964-a).

c) des consid rations analogues peuvent  tre sugg r es pour les gradients mineurs qui se dessinent partout depuis les endroits les plus abrit s vers les plus battus, tant pour les "normaux" que pour les "nains".

Avant que les "normaux" ne disparaissent presque totalement des endroits plus balay s par les vagues, leur taille diminue consid rablement (fig. 6, courbes *B*, *E*, *H*: comparer avec les courbes *C*, *F*, *I*) de m me que celle d'autres organismes de mar e   exosquelette dur, et peu mobiles, en relation  vidente avec l'augmentation de la turbulence locale. Mais, sans parler des couleurs, du *sex-ratio* et de l'anatomie, l'intervalle entre "normaux" et "nains" ne perd rien de son amplitude relative. Les deux groupes suivent ici encore des gradients parall les.

7. - Conclusions: diagnose de *Littorina mariae*

En se basant sur l'ensemble des caract res diff rentiels que nous venons d'exposer, il est donc possible de d crire les "nains" comme une « petite » esp ce nouvelle, faisant partie de l'*Artenkreis* de *Littorina obtusata* (L.), mais assez distincte et individualis e pour m riter une d nomination particuli re. Nous proposons pour cette entit  le nom de *L. mariae*, nov. spec., et nous en donnons la diagnose suivante:

***Littorina mariae*, nova species.**

Littorinae obtusatae (Linnaeus) similis: testa autem multo minor, ac diversa colorum frequentia signata. Penis apicali tractu quasi medianam partem, glandulis adhaesivis praeditam, adaequat, magis similis penis *L. littorae* (L.) quam obtusatae, quae

apicalem tractum brevissimum ostendit sicut in L. rudis (L.) serie. Habitat easdem regiones quas L. obtusata, stationes magis undarum violentiae expositas verum praeferens; quietioribus locis autem rara aut absens. Sexuum rationem in L. mariae saepe majorem invenimus quam in L. obtusata.

Ressemble à *Littorina obtusata* (L.); mais la coquille est nettement plus petite, et présente des distributions différentes des classes chromatiques. Le pénis a une longue « bonde distale », à peu près égale en longueur (dans l'organe en repos) à la partie moyenne, qui est bordée par les glandes adhésives. Il ressemble donc plus au pénis de *L. littorea* complètement développé qu'au pénis de *L. obtusata*, où la « bonde » terminale est aussi brève que celle du groupe d'espèces de *L. rudis*. Habite les mêmes localités que *L. obtusata*, mais préfère les endroits plus battus; elle est bien plus rare, ou même absente, dans des stations abritées. La fréquence des mâles de *L. mariae* est très souvent plus élevée que chez *L. obtusata*.

Derivatio nominis: l'espèce *L. mariae* est dédiée à M.lle Maria J. Magistretti. *Types*: les coquilles de *L. mariae*, représentant une série nombreuse d'échantillons syntypiques, ainsi que les préparations anatomiques, *in toto* et sur coupes, sont déposées au Musée d'Histoire Naturelle de Milan (Museo Civico di Storia Naturale, Corso Venezia, 55, Milano, Italia). *Localité typique*: grèves de Roscoff (Finistère, Bretagne septentrionale) dans les horizons intertidaux à *Fucus*.

Riassunto

I « nani » adulti di *L. obtusata* differiscono nettamente dai « normali » per localizzazione ecologica (ambienti più battuti dalle onde); per comportamento di laboratorio che ne conferma la maggior reofilia; per diversa frequenza dei fenotipi cromatici caratteristici dell'intera « specie »; e spesso per altri caratteri conchigliari. Essi presentano anche forti differenze nell'apparecchio genitale maschile, poichè l'organo copulatore dei « nani » ha un lungo ed esile « zipolo terminale » che quasi uguaglia la sezione mediana (con le ghiandole adesive) dell'organo, ed è quindi almeno 5-6 volte relativamente più lungo che nei « normali ». Ne deriva verisimilmente un isolamento anche riproduttivo, tra « nani » e « normali »: il che può spiegare la netta bimodalità che si è riscontrata nei poligoni di frequenza costruiti per la mole in popolamenti « misti » (abitanti biotopi con mosaico di nicchie battute e protette).

La « specie » *L. obtusata* può dunque configurarsi come la sintesi di due « piccole specie », ciascuna delle quali s'adatta ad un ambito particolare delle variabili ecologiche in zona di marea lungo le coste atlantiche europee.

L'intervallo che differenzia i due gruppi si mantiene anche lungo le clini dimensionali di *L. obtusata* (tanto latitudinali che dirette da luoghi protetti a punti battuti). Trattasi forse di fenomeni simpatici, che potrebbero costituire uno dei pochi casi sicuri di differenziamento microevolutivo su base prettamente ecologica. La grande cline che, dalla Manica alla Galizia, riduce la mole generale dell'intera « specie », serve poi a spiegare come la considerazione d'un numero troppo ridotto d'individui di troppo varia provenienza abbia indotto il COLMAN (1932) a costruire per l'insieme del suo materiale poligoni unimodali, pur se molto depressi. Infatti i « normali » di Vigo riempiono perfettamente la lacuna tra « nani » e « normali » di latitudini più settentrionali, mentre i « nani » di Vigo sono addirittura minuscoli.

Per i « nani » si propone la dignità di nuova specie, col nome di *Littorina mariae* sp. nov.; ne è data la diagnosi latina.

Summary

“ Dwarf ” adults of the « species » *L. obtusata* strongly differ from “ normal ” individuals for many characteristics. They are more rheophilous, both in the shore and the laboratory; show different colour distribution and sometimes other shell differences; usually have different values of sex-ratio (fig. 5). The penis is quite different, as the apical (distal) part of “ dwarfs ” is far longer (figs. 1, 2 and 3). This could result into a reproductive isolation accounting for the bimodal polygons we get for the shell size in “ mixed ” populations, living in stations that are a mosaic of exposed and sheltered niches (fig. 4).

What we call the « species » *L. obtusata* is then better represented as a synthesis of two « little species » each fitting a special range of ecological factors along the tide zone of the western European coasts (fig. 6). This may be regarded as a case of “ sympatric ” evolution, as the differences between “ dwarfs ” and “ normals ” maintain their values from Britain to Spain, notwithstanding the size reduction on the whole « species ». Such a reduction can however account for the unimodal polygons obtained by COLMAN (1932) by measuring insufficient numbers of shells, as the “ normals ” from Vigo are intermediate between “ dwarfs ” and “ normals ” from Brittany.

For the “ dwarfs ” a new specific name is proposed: *Littorina mariae* sp. nov. A latin diagnosis of *L. mariae* is appended.

DISCUSSION

RANZI: Si sono potuti osservare casi d'accoppiamento tra “ normali ” e “ nani ”?

SACCHI: Non ne ho mai potuti osservare, pur non essendo raro, nè in natura, nè in laboratorio, osservare casi d'accoppiamento di “ normali ” od

anche di "nani" tra loro, mediante forte allungamento delle porzioni mediana (soprattutto) ed apicale del pene, come il LINKE descrisse. In verità, data la separazione assai netta dei micro-habitat, non è nemmeno frequente trovare in natura aggrappolamenti, entro le alghe od alla loro superficie, di nani e di normali insieme. Tali aggrappolamenti si ottengono tuttavia facilmente in laboratorio. Probabilmente si erige tra i due gruppi una barriera etologica, oltre che efficacemente ecologica.

PARISI: Lo spessore del guscio è relativamente maggiore nei "nani"?

SACCHI: Come tanto comunemente si verifica nei Gasteropodi, la diminuzione della mole e quella dello spessore conchigliare non sono direttamente proporzionali nemmeno qui. Pertanto i "nani", specialmente se di stazioni molto battute, han sovente nicchio relativamente più ispessito e robusto dei "normali". Ma, per l'insieme della « specie », differenze così vistose hanno un valore prevalentemente statistico; e lo stesso può dirsi, come accennato nel testo, per la forma generale della conchiglia, spesso più raccolta nei "nani", ma talora (Galizia) al contrario più svelta.

BIBLIOGRAPHIE

- BOLIN R. L., 1949 - The linear distribution of intertidal organisms and its effect on their evolutionary potential. *C. R. 13^e Congr. Intern. Zool. (Paris)* : 459-460.
- COLMAN J. J., 1932 - A statistical test of the species concept in *Littorina*. *Biol. Bull.*, 62 : 223-243.
- DAUTZENBERG PH. & H. FISCHER, 1914 (1915) - Etude sur *Littorina obtusata* et ses variations. *J. de Conchyl. Paris*, 62 : 87-130.
- DAUTZENBERG PH. & H. FISCHER, 1925 - Les Mollusques marins du Finistère et en particulier de la région de Roscoff. Paris, Presses Univ. de France : VIII + 180 p.
- FISCHER-PIETTE E., 1963 - La distribution des principaux organismes intercotidiaux nord-ibériques en 1954-1955. *Ann. Inst. Océan.*, 40 : 165-310.
- FRETTER V. & A. GRAHAM, 1962 - British Prosobranch Molluscs. London, Ray Soc. : XVI + 755 p.
- LEWIS J. R., 1964 - The ecology of rocky shores. London, English Univ. Press : XII + 323 p.
- LINKE O., 1933 - Morphologie und Physiologie des Genitalesapparates der Nordseelittorinen. *Wissenschaftl. Meeruntersuch. Abt. Helgoland*, 19 : 62 p.
- LINKE O., 1934 - Beiträge zur Sexualbiologie der Littorinen. *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 28 : 170-177.
- PELSENEER P., 1920 - Les variations et leur hérédité chez les Mollusques. *Mém. Acad. R. Belgique, Cl. Sciences*, (2) 5 : 826 p.

- PELSENEER P., 1926 - La proportion relative des sexes chez les animaux, et particulièrement chez les Mollusques. *Mém. Acad. R. Belgique, Cl. Sciences (coll. in 8°)*, 8 : 258 p.
- SACCHI C., 1961-a - Contribution à l'étude des rapports écologie/polychromatisme chez un Prosobranchie intertidal, *Littorina obtusata* (L.) à Roscoff. *Cahiers Biol. Mar.*, 2 : 271-290.
- SACCHI C., 1961-b - Relazioni ecologia-policromatismo nel Prosobranchio intertidale *L. obtusata* (L.) a Roscoff. II - Ricerche biometriche. *Boll. di Zool.*, 28 : 517-528.
- SACCHI C., 1963 - Contribution... *L. obtusata* (L.). III - Données expérimentales et diverses. *Cahiers Biol. mar.*, 4 : 299-313.
- SACCHI C., 1964-a - Relazioni... *L. obtusata* (L.). IV - Studio sulla Ria di Vigo. *Arch. Zool. It.*, 49 : 93-156.
- SACCHI C., 1964-b - Problemi di ecologia e di evoluzione negli ambienti di marea. *Boll. di Zool.*, 31 : 147-238.
- SACCHI C., 1966-a - *Littorina obtusata* (L.) (*Gastr. Prosobranchia*): a problem of variability and its relation to ecology. *Symp. genet. et biol. italica*, 13 : 21 p.
- SACCHI C., 1966-b - Sur le dimorphisme du pénis chez *Littorina obtusata* (L.) (*Gastr. Pros.*). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 262 : 2370-2372.
- SACCHI C., 1966-c - Contribution à l'étude... *L. obtusata* (L.) - V. Recherches dans le Plymouth Sound. *Cahiers Biol. mar.*, 7 : 281-294.

LÉGENDE DE LA PLANCHE HORS TEXTE (TAV. XI)

- 1 = section longitudinale du pénis adulte de *L. obtusata* (L.).
- 2 = section longitudinale du pénis adulte de *L. mariae*, nov. spec. La longue bonde terminale, parcourue par la gouttière séminale, n'est visible qu'en partie (même échelle).
- 3 = section d'un pénis juvénile de *L. obtusata* (id.).
- 4 = section d'un pénis très jeune de *L. obtusata*. Les glandes adhésives sont encore peu évidentes (id.).

Chaque division du micromètre représenté par la fig. 4 correspond à 1/10 de millimètre.

Matériel de Roscoff, avril 1966. Coloration trichromique (hémalun Carazzi; éosine-orange G; vert lumière au 5%). Photographies de M. Yves Bouligand.



